Bull. Soc. Ecophysiol., 3, 1, 1978.

2. - LA RESISTANCE A LA DESSICCATION CHEZ LES PREMIERS ARTHROPODES TERRESTRES.

Guy VANNIER

Muséum National d'Hist.
Naturelle.
Lab. d'Ecol. Générale.
4 av. du Petit Château
91800 - BRUNOY.

I - APERCU SUR LE HAUT DEGRE D'ADAPTATION A LA SECHERESSE DES ARTHROPODES ACTUELS.

Lorsqu'on évoque la résistance à la dessiccation chez les Arthropodes terrestres, le cas des Tardigrades vient invariablement à l'esprit. Dans son ouvrage publié en 1948, MAY relate les performances étonnantes de ces minuscules arthropodes, privés de systèmes vasculaire et respiratoire, mais pourvus d'une organisation musculaire et nerveuse remarquable (c'est d'ailleurs chez les Tardigrades que DOYERE, au siècle dernier, a découvert la plaque motrice des muscles). MAY rapporte les expériences de RAHM (1923-1927) qui a placé des Tardigrades desséchés dans des tubes hermétiquement clos, sans oxygène, remplis d'hélium ou d'argon, ou dans des tubes à vide de Röntgen. Après plusieurs années (6 ans dans le vide le plus élevé), la plupart des individus réhumectés avaient repris leur activité. D'autres Tardigrades ainsi que des Rotifères et des Nématodes ont été desséchés dans l'air liquide à -190°C pendant 25 heures et dans l'hélium liquide à -272°C pendant 3 heures, puis réhydratés, ont repris normalement leur activité.

Ces mêmes animaux ont également supporté sans dommage le passage rapide d'une température de -190°C pendant 5 heures à une température de + 151°C pendant 15 minutes. MAY ajoute que les embryons peuvent comme les adultes subir une déshydratation totale, puis réhumectés, poursuivre leur développement. Ce phénomène de vie latente a été décrit chez les arthropodes sous le vocable de cryptobiose et plus spécifiquement d'anhy-›se lorsqu'il est accompagné d'une déshydratation totale ; ·avaux consacrés à cette remarquable adaptation concernent quelques groupes d'arthropodes seulement : les Tardigrades (CROWE, 1971), le petit crustacé Artemia salina (MORRIS et AFZELIUS, 1967), les Collemboles (POINSOT, 1968, 1974), les larves de Diptères Chironomides (HINTON, 1960) et les haemocytes d'Insectes Megaloptères (SELMAN, 1961).

Une des raisons essentielles de la résistance à la dessiccation chez les arthropodes terrestres est la possibilité de tolérer d'importantes variations de leur pool hydrique et de réduire leurs pertes d'eau corporelle au niveau de toutes les sorties par transpiration, respiration et excrétion.

Les fonctions de la cuticule des arthropodes sont nombreuses, mais il est probable que les problèmes hydriques ont joué un rôle primordial dans la détermination des formes et des structures que l'on observe aujourd'hui. Aucun mécanisme ou structure n'est parfaitement imperméable, car si l'eau ne pouvait ni entrer ni sortir, les échanges respiratoires seraient également neutralisés.

Les arthropodes terrestres sont généralement de petite taille, avec cependant une amplitude de poids plus large que celle des vertébrés : 10^{-8}g chez un acarien Tarsonemide jusqu'à 10^{3}g chez le crabe des cocotiers, contre 2g chez la Musaraigne pygmée jusqu'à 7.10^{6}g chez l'éléphant d'Afrique, selon EDNEY, 1977. Parce qu'ils offrent une surface d'échange trop grande par rapport à leur capacité hydrique, les arthropodes ont peu de chance de survivre dans un air ambiant sec, à moins de trouver de l'eau à l'état libre ou dans leur nourriture, de disposer de mécanismes physiologiques de rétention hydrique ou de freiner la diffusion de vapeur d'eau à travers leur cuticule (WHARTON et RICHARDS, 1978).

Etablir le bilan hydrique d'une espèce revient à estimer ses pertes et ses gains d'eau corporelle : pertes par transpiration, respiration et excrétion, gains par le bol alimentaire, l'oxydation des réserves tissulaires (1 mg de graisses peut produire 1,07 mg d'eau par exemple), ou l'absorption passive ou active d'eau atmosphérique.

Deux exemples types pris chez les Insectes vont nous permettre d'illustrer toutes les voies empruntées par les arthropodes terrestres pour lutter efficacement contre la dessiccation.

Le bilan hydrique établi par LOVERIDGE (1975, cité par EDNEY, 1977) chez l'Orthoptère *Locusta migratoria* est sans doute commun à de nombreux autres insectes herbivores placés dans les mêmes conditions climatiques (30°C et 50% H.R.) et de régime alimentaire (herbe fraiche et sèche). Les valeurs exprimées ci-après sont en mg/h pour un individu moyen de 1,6 g :

PERTES	aliments frais	aliments secs
transpiration	4,2	4,2
excrétion	21,6	1,6
respiration	4,9	0,8
	T = 30,7	T = 6,6
GAINS		
alimentation	50,7	0,2
métabolisme	0,6	0,6
	T = 51,3	T = 0,8

La nourriture constitue la source hydrique essentielle et l'eau absorbée est principalement éliminée par les voies de l'excrétion et de la transpiration. En période de pénurie d'eau l'insecte exerce une forte rétention hydrique au niveau de ses excréments et de ses échanges respiratoires. Tant que

la nourriture est disponible l'eau d'origine métabolique compte pour une faible part dans le total des gains. Les pertes hydriques par transpiration n'ont pratiquement pas évolué, car les conditions climatiques sont restées stables.

Le deuxième exemple concerne une nymphe de Dictyoptère du désert, *Arenivaga investigata*, étudiée par EDNEY (1966). Cet insecte est capable de soustraire de la vapeur d'eau à l'atmosphère lorsque l'humidité relative de l'air est égale ou supérieure à 82,5%. Les données numériques de cet auteur sont exprimées en mg/(100mg)/jour, pour un animal de 320mg placé à 25°C :

PERTES	en air sec	à 88% H.R.
transpiration	5,43	0,65
excrétion	0,19	0,19
	T = 5,62	T = 0,84
GAINS		
alimentation	0,22	0,44
métabolisme	0,87	0,87
absorption vapeur	0	2,14
	T = 1,09	T = 3,45

Malgré le déficit de saturation de l'air à 88%H.R., le stade nymphal de la Blatte compense ses pertes hydriques corporellespar l'absorption d'une quantité importante d'eau atmosphérique. Cette capacité de rétention d'eau à l'état vapeur est très développée chez les arthropodes qui occupent des niches écologiques spécialisées comme les Acariens pulvicoles et ectoparasites (VANNIER, 1976). Chez les insectes, cette propriété ne concerne jamais les formes ailées (EDNEY, 1977). On notera avec intérêt que le Thysanoure, *Termobia*

domestica, insecte aptérygote, maintient en équilibre sa balance hydrique dans l'air à 45%H.R. (BEAMENT et al., 1964), c'est-à-dire qu'il est capable de soustraire de l'eau à l'atmosphère en fournissant un travail équivalent à une force de succion de plus d'une tonne par centimètre carré.

La rétention de vapeur d'eau est moins exceptionnelle chez les arthropodes que les phénomènes de cryptobiose et d'anhydrobiose ; elle concerne selon EDNEY, 1977 un grand nombre de groupes zoologiques aussi différents que les Acariens, les Thysanoures, les Mallophages, les Psoques, les Siphonoptères, les Coléoptères et les Orthoptères, auxquels nous ajoutons les larves kératophages de Lépidoptères (CHAUVIN et VANNIER, en préparation).

Avant d'atteindre ces hauts degrés d'adaptation aux conditions de vie xérophile, les arthropodes ont dû suivre une longue et laborieuse évolution qui les a conduits des milieux aquatiques vers les milieux aériens libres.

II - LA CONQUETE DU MILIEU AERIEN PAR LES PREMIERS ARTHROPODES.

La vie aquatique est certainement antérieure à la vie terrestre et on peut légitimement admettre que les animaux terrestres dérivent tous d'ancêtres aquatiques, soit de mer, soit d'eau douce. En règle générale, on a aujourd'hui la certitude qu'il n'y a pas eu de discontinuité entre la vie aquatique et la vie terrestre, même si pour certaines formes actuelles on ne connait pas de témoins phylétiques qui démontrent formellement leur origine aquatique.

La plupart des ordres appartenant au règne animal ont envoyé des représentants à la conquête des milieux aériens libres et leur tentative n'a été couronnée de succès qu'après une longue et patiente adaptation dans un biotope offrant des conditions intermédiaires entre celles de l'hydrosphère et de l'atmosphère. "La vie terrestre est un conflit perpétuel entre le besoin d'oxygène et le besoin d'eau, car les conditions qui favorisent l'entrée d'oxygène dans l'organisme, sont également celles qui favorisent la perte d'eau" (MALDAGUE, 1970). Et pour de nombreux zoologistes l'accession aux milieux aériens

libres n'a pu se réaliser qu'avec le concours d'un milieu de transition entre l'eau et l'atmosphère (GHILAROV, 1958 ; CROGHAN, 1959 ; RAPOPORT et TSCHAPEK, 1967).

Chez les formes animales, ce sont les invertébrés qui entreprirent et réussirent les premiers la conquête des milieux aériens dès le début du paléozoïque. Ce sont eux qui fournissent encore actuellement le plus grand nombre d'exemples vivant le plus souvent dans le sol, dont le mode de vie se situe à mi-chemin entre les conditions de la vie aquatique et terrestre.

Le sol fait partie de l'ensemble des corps poreux qui sont apparus au moment de l'orogénèse aux interfaces lithosphère - hydrosphère, ou lithosphère - atmosphère sous l'action des divers mécanismes de l'érosion. Pour le physicien, les corps poreux sont des solides qui possèdent une surface interne et prennent toutes les formes dispersées ou rassemblées issues de la désagrégation des roches : boues, vases marines ou lacustres, scories et poudres volcaniques, poussières éoliennes, sables, réseaux karstiques etc .... Au cours de son développement, la biosphère a produit à son tour une masse considérable de corps poreux : roches sédimentaires, couche végétale des sols naturels, couche arable des sols cultivés, débris végétaux et animaux, matériaux de construction d'origine animale ou humaine etc .... L'état poreux ainsi défini représente un quatrième milieu fondamental que nous avons appelé <u>la porosphère</u> (VANNIER, 1973a).

1 - <u>Description thermodynamique d'un milieu de transition entre l'hydrosphère et l'atmosphère</u> : <u>la porosphère</u>.

C'est en étudiant le comportement de l'eau à l'intérieur d'un corps poreux comme le sol par exemple que l'on se rendra compte de son intérêt écologique pour favoriser la grande transgression de la biosphère vers les milieux aériens libres. Il suffit pour cela d'analyser les processus de transfert hydrique à partir d'un échantillon de sol gorgé d'eau jusqu'à sa déshydratation totale.

L'expérience consiste à peser en continu ou à intervalles réguliers le produit à sécher dans les conditions isobares et isothermes. On peut tracer une première courbe qui donne l'évolution de la teneur en humidité du sol en fonction du temps

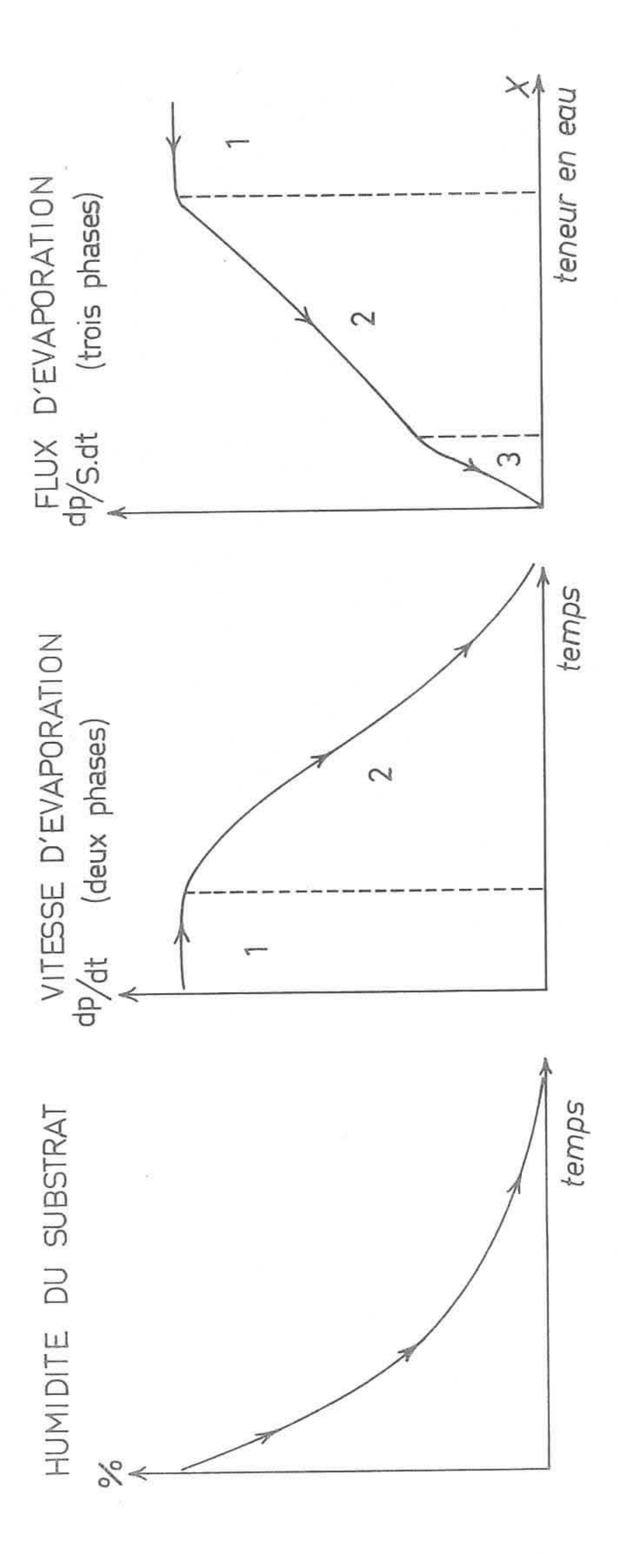


Figure 1. - Mise en évidence des trois phases d'évaporation au cours du séchage d'un corps poreux comme le sol.

(Fig.1) mais sa valeur informative est limitée.

On obtient une image plus riche en renseignements lorsqu'on remplace la teneur en humidité par la vitesse d'évaporation et la nouvelle courbe ainsi tracée fait apparaître deux périodes distinctes dans le processus de séchage, l'une à vitesse constante et l'autre à vitesse décroissante (Fig.1).

En utilisant un paramètre comparatif comme le flux d'évaporation par unité de surface d'échange et en substituant la teneur en humidité au temps on obtient une image plus complète montrant que le développement du séchage s'effectue en trois phases successives correspondant au départ des trois catégories hydriques : l'eau de gravité, l'eau capillaire et l'eau hygroscopique (Fig. 1). Ce type de courbe que l'on nomme diagramme de séchage se lit de droite à gauche et permet de comparer directement les matériaux hygroscopiques les plus divers quelles que soient leur taille et leur masse.

La première phase caractérise les sols gorgés d'eau (Fig. 2). Le flux d'évaporation (g) est constant, indépendant de la nature du substrat. L'élimination de l'eau obéit aux lois mêmes qui régissent l'évaporation d'une surface d'eau libre. Le front de séchage est situé à la surface de l'échantillon. La libération des molécules d'eau est un phénomène endothermique et la température du substrat (Θ_{sol}) est constante et égale à la température limite de refroidissement (Θ_o) dont la valeur dépend de la pression partielle de vapeur de l'air ambiant, soit, donc de l'humidité relative (φ_{air}) et de la température ambiante (Θ_{air}). L'humidité relative de l'air dans les macropores et au contact du front d'évaporation (couche-limite) est égale à 100% ou proche de la saturation. A la surface du sol, comme à l'intérieur des cavités libres, les animaux de petite taille se trouvent donc dans une atmosphère saturée en vapeur d'eau. A ce stade les corps poreux favorisent le développement des espèces aquatiques et subaquatiques. L'extraction de l'eau nécessite une dépense d'énergie pour vaincre les forces de frottements superficiels, les forces d'attraction intermoléculaires etc... Cette dépense d'énergie est faible au cours de cette première phase, exprimée sous la forme d'une succion en hauteur d'eau équivalente, elle correspond à une variation de 1 à 346g/cm^2,

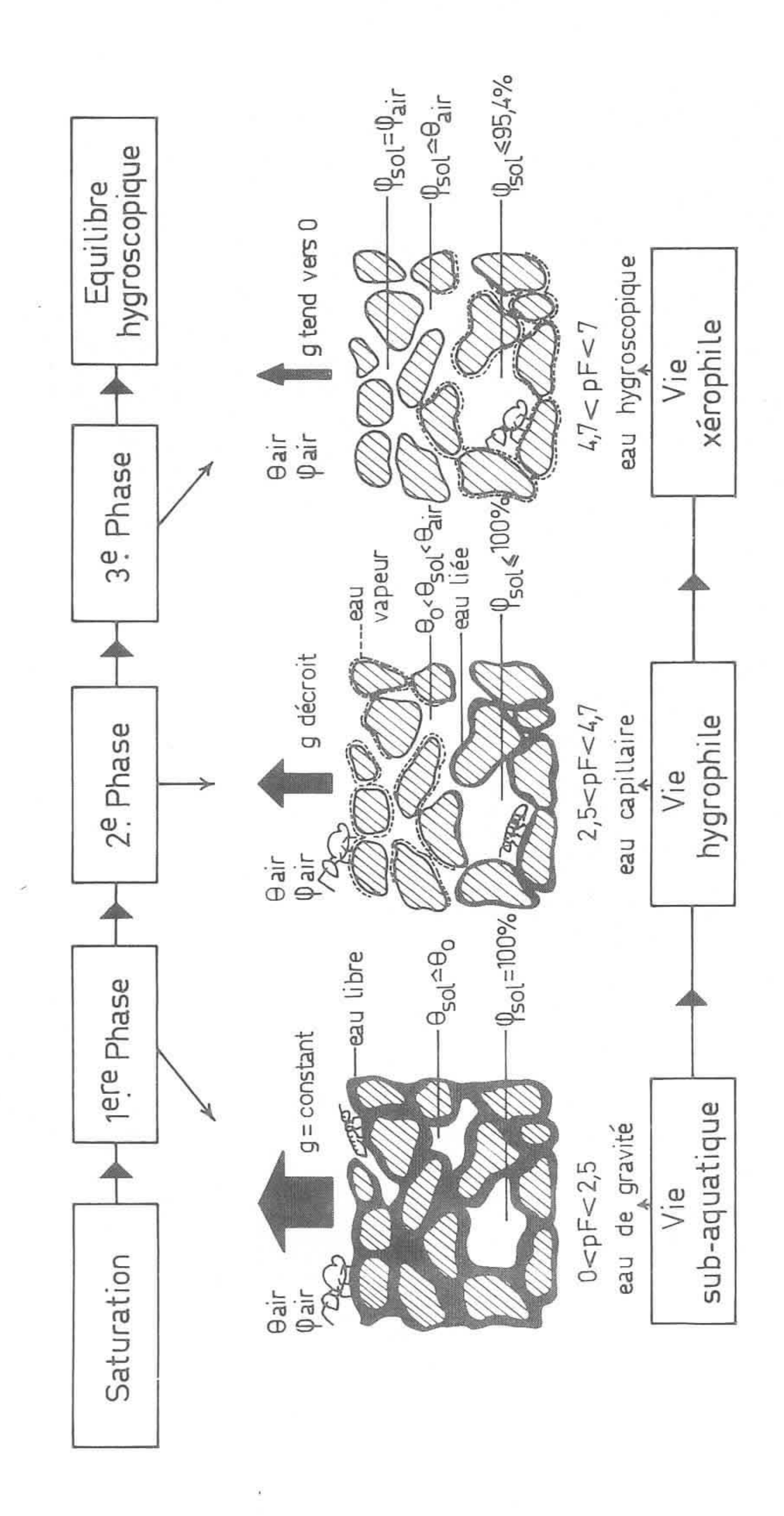


Figure 2. - Evolution polyphasique de l'état hydrique du sol au cours d'une période de sécheresse. Passage progressif d'un système aquatique à un système aérien libre.

soit en unité pF de 0 à 2,5.

La deuxième phase coïncide avec la décroissance du flux d'évaporation lorsque les parties internes du sol ne peuvent plus fournir à la surface la quantité d'eau que l'air ambiant est à même de vaporiser (Fig. 2). Le front de séchage pénètre à l'intérieur de l'échantillon et par suite de la diminution de la surface de transfert la vitesse d'évaporation décroît sensiblement de façon linéaire avec la teneur en humidité : les forces motrices du transport hydrique sont les forces capillaires pour la phase liquide et les forces de diffusion pour la phase gazeuse. La régression du front de séchage fait place à une phase gazeuse qui occupe à son tour l'espace lacunaire ; cette atmosphère interne comprend la couche limite où règne toujours la tension de vapeur saturante. La réduction de la vitesse d'évaporation va entraîner une augmentation progressive de la température interne du corps poreux, θ_{sol} sera compris entre θ_o et θ_{air}.

La présence simultanée d'air saturé en vapeur d'eau et d'eau liquide à l'intérieur du sol crée un nouveau milieu écologique qui permet le développement des formes vivantes amphibies. Le passage progressif à la vie aérienne proprement dite est rendu possible et doit s'accompagner d'un apprentissage pour les animaux à vaincre les énergies de liaison entre l'eau et les particules minérales du sol. Ces énergies sont considérables et augmentent de manière exponentielle avec l'abaissement du taux d'humidité dans le substrat. Lorsque tous les capillaires ont rendu la totalité de leur contenu, les forces de rétention hydrique ont atteint 50 kg/cm^2, soit pF4,7.

Quand un animal aquatique affronte la deuxième phase d'évaporation, son eau corporelle a tendance à migrer vers le sol, à moins que la pression osmotique de son hémolymphe ne soit égale ou supérieure à l'énergie libre de l'eau du sol. Sinon, pour éviter une déplétion hydrique trop forte, l'animal doit, soit porter l'énergie libre de son milieu intérieur au niveau de celle de l'eau du sol, ou bien renforcer l'imperméabilité de son enveloppe cuticulaire (COLLIS-GEORGE, 1959).

A l'inverse, pour s'approvisionner en eau par succion ou sorption, l'animal doit fournir du travail. A pF0, le travail fourni pour extraire 1 gramme d'eau est de 980 ergs ou 2/10000 calorie ; à pF4,2 correspondant au point de flétrissement pour les plantes, le travail fourni est de 10 millions ergs ou 1/4 calorie (OVERGAARD-NIELSEN, 1959). Pendant la première phase d'évaporation, le transport de l'eau s'effectue essentiellement à l'état liquide, puis au cours de la deuxième phase les forces de succion augmentent et les transferts hydriques s'effectuent principalement à l'état vapeur. En effet, de pF0 à pF4,2 le déficit de saturation de l'air est insignifiant puisque l'humidité relative de l'air interstitiel évolue de 100% à 98,86% à la température de 20°C. Au point critique de pF4,7, l'humidité relative de l'air interstitiel atteint à certains endroits la valeur minimale de 95,40%. A ce stade du dessèchement les formes hygrophiles quittent définitivement leur biotope.

La troisième phase est annoncée par un second point d'inflexion sur le diagramme de séchage qui traduit un changement de la vitesse d'évaporation (Fig. 1 et 2). Cette situation coïncide avec la disparition totale de l'eau à l'état liquide à l'intérieur de l'échantillon de sol. L'eau encore présente est à l'état de vapeur et à cet instant précis il règne encore dans la majorité des pores une humidité relative proche de la saturation (pF4,7 est aussi appelé point d'hygroscopie maximale). Après le passage de ce point, un déficit de saturation va graduellement s'installer dans l'atmosphère interstitielle jusqu'à atteindre l'équilibre avec celui de l'air ambiant ($\varphi_{sol} = \varphi_{air}$). Lorsque le flux d'évaporation aura cessé (g = o), la température interne du sol aura rejoint la température de l'air extérieur et suivra étroitement ses variations.

Au cours de cette mise à l'équilibre hygroscopique, les animaux luttent contre une sévère perte d'eau corporelle par évaporation à travers leur tégument et simultanément ils doivent fournir une quantité de travail considérable pour extraire les molécules d'eau absorbées aux parois des cavités du sol. A pF5, lorque l'humidité relative de l'air est tombée à 93%, il est nécessaire d'exercer une force de succion de 100 kg/cm^2 pour extraire de l'eau ; à pF6, pour une humi-

dité relative de 43,4%, une force d'1 tonne/cm^2.

La succession des trois phases d'évaporation que nous venons de décrire au cours d'une opération de séchage est réversible. Les situations écologiques correspondantes existent simultanément dans la nature et permettent le passage lent et graduel d'un système aquatique vers un système aérien à tendance xérophile. La première phase d'évaporation correspond à une période aquatique ou subaquatique où les conditions de vie sont celles du milieu interstitiel, du réseau karstique ou des sols mal drainés ; la deuxième phase est une période où la vie aérienne hygrophile peut s'installer ; enfin la troisième phase correspond à la vie terrestre xérophile au cours de laquelle les animaux affrontent directement le pouvoir évaporant de l'atmosphère.

2 - Réactions des arthropodes aux variations de l'état hydrique du sol.

Les premiers arthropodes qui ont quitté le milieu aquatique ont d'abord affronté les forces de rétention internes qui se développent dans tous les milieux poreux qui leur ont servi de refuges, puis au cours de leur progression ils ont subi les agressions directes du pouvoir évaporant de l'air atmosphérique.

Les individus de cette faune pionnière ont donc appris à modifier la composition chimique de leur milieu intérieur pour en accroître la pression osmotique et à renforcer leurs assises cuticulaires pour limiter la diffusion de vapeur d'eau.

Ces transformations progressives se sont imposées aux animaux avant même de créer tout autre système de rétention hydrique plus élaboré.

L'équation de STUDER (1961) qui permet de connaître le potentiel capillaire du sol (Ψ en g/cm^2) en fonction de la température (T absolue) et du degré hygrométrique de l'air (H en %), montre l'évolution exponentielle des forces de rétention qu'il faut vaincre pour extraire de l'eau dès qu'un léger déficit hygrométrique s'installe dans le sol.

$$\Psi = 10833\ T \log 100/H$$

Il existe aussi une loi qui lie la pression osmotique (P en atmosphère) d'une solution aqueuse à l'humidité relative de l'air (H en %) en équilibre au-dessus de la solution, pour un isotherme donné (T absolue), selon ANDREWARTHA (1964):

$$\ln H = 4{,}6052 - 0{,}018\ P/0{,}0821\ T$$

Un invertébré possédant une pression osmotique de 10,5 atmosphères, soit la valeur moyenne rencontrée chez les Insectes supérieurs (WIGGLESWORTH, 1965), vivant dans une cavité édaphique à pF4,3 où l'atmosphère est à 98,5% H.R., doit lutter contre un gradient osmotique de 26,57 - 10,5 = 16,07 atmosphères pour maintenir en équilibre sa balance hydrique. Si le dessèchement du substrat se poursuit jusqu'à pF5 et 93% H.R., le gradient osmotique est de 100,3 - 10,5 = 89,8 atmosphères.

Certains animaux moins adaptés que d'autres réagissent aux tensions internes qui se développent dans le sol avant même qu'un important déficit de saturation de l'air ne s'installe dans les cavités. EVANS (1943) a été le premier à montrer l'incapacité des larves de Taupin à maintenir leur balance hydrique constante dès que le pF du sol atteignait 3,9, soit une force de succion équivalente à 8 atmosphères. MAELZER (1956) a observé que les Hannetons déposent le plus grand nombre d'oeufs dans les endroits où le sol se trouve à pF2,8. En étudiant les réactions de microarthropodes (Acariens et Collemboles) aux variations de l'état hydrique du sol, nous avons énoncé le concept de disponibilité en eau (VANNIER, 1970), selon lequel les animaux ne sont affectés par le dessèchement du substrat qu'à partir d'un seuil critique de son taux d'humidité, constant pour chaque groupe d'espèces, le plus généralement situé en deuxième et troisième phases d'évaporation. Ce seuil critique observé dans différentes conditions thermodynamiques témoigne de la force de rétention que le sol exerce sur l'eau et que les animaux ne peuvent plus vaincre. Pour les Collemboles Isotomides, ce seuil se situe après pF4,2, soit pour une force de succion de 16 kg/cm^2 ; pour les Acariens Oribates aux environs de pF5, soit pour une force de succion de 100 kg/cm^2, c'est-à-dire après la disparition de l'eau capillaire dans le sol.

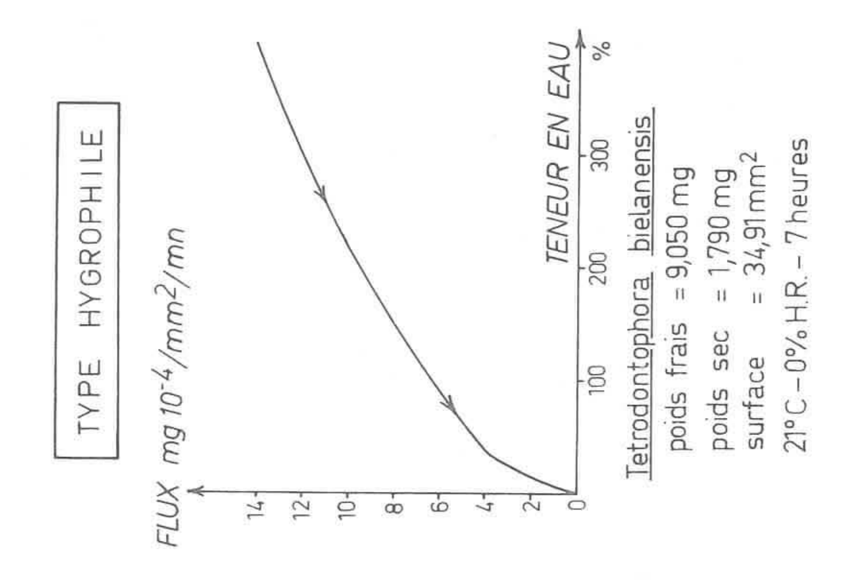
La même étude conduite dans les grottes a montré que la limite de disponibilité en eau pour les Collemboles Poduromorphes peuplant le guano de Chauve-souris se situe entre pF4,2 et pF4,5, c'est-à-dire à un seuil de siccité inconnu dans le domaine souterrain. Cette résistance potentielle à la sécheresse conservée par ces animaux cavernicoles est en accord avec l'opinion des systématiciens qui situent l'origine de cette lignée évolutive dans les milieux nidicoles.

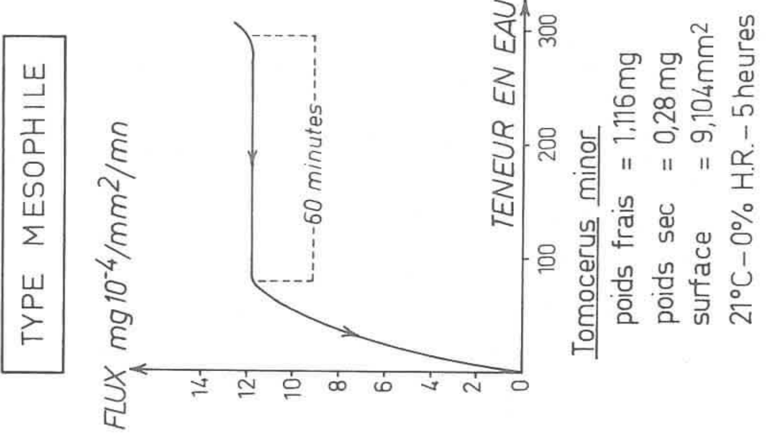
III - TRANSFERT HYDRIQUE CUTICULAIRE CHEZ LES PREMIERS ARTHROPODES TERRESTRES.

Parmi les arthropodes terrestres actuels, les insectes Collemboles sont représentés par de nombreuses formes qui ont peu évolué depuis le paléozoïque, comme en témoignent les empreintes fossiles laissées par *Rhyniella praecursor* dans les schistes du dévonien moyen (MASSOUD, 1967). Ces Aptérygotes ont très tôt participé à la grande transgression de la biosphère vers les milieux terrestres et nous fournissent aujourd'hui des témoins vivants qui ont mis en oeuvre les premières adaptations écophysiologiques pour lutter contre la sécheresse.

Le phylum des Collemboles comprend deux groupes distincts : les Arthropléones à respiration exclusivement cutanée et les Symphypléones dont le plus grand nombre d'espèces est porteur de trachées. On imagine les difficultés rencontrées par les premiers pour s'adapter à la vie atmosphérique, alors que les seconds ont choisi la voie efficace empruntée avec succès par de nombreux Arachnides et Insectes supérieurs.

C'est surtout à travers les processus de transpiration cuticulaire que l'on se rendra compte des premiers résultats obtenus par ces insectes primitifs partis à la conquête des milieux aériens libres. En effet, les Collemboles n'ont pas développé des pressions osmotiques élevées dans leur milieu intérieur ; ainsi chez *Tomocerus minor* et *Orchesella cincta*, deux Arthropléones vivant dans la litière de forêt, les pressions osmotiques sont respectivement de 310 et 320 mosmoles/l





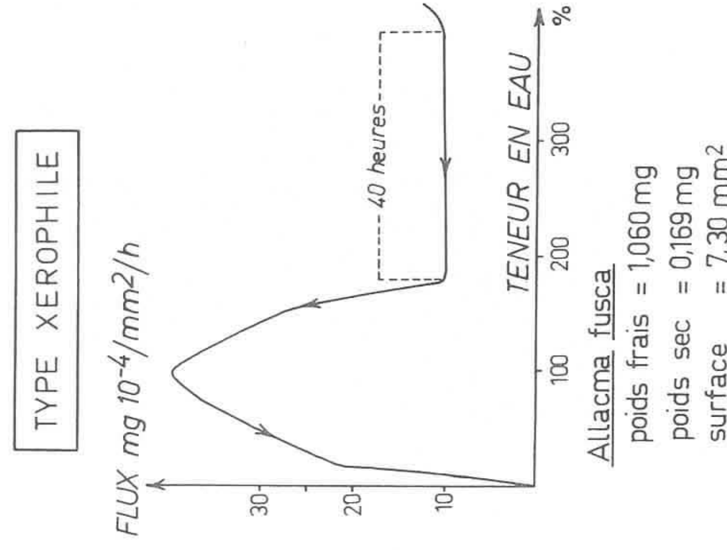


Figure 3. - Caractérisation des trois types d'adaptation à la sécheresse chez les Insectes Collemboles par leur diagramme de transpiration. L'apparition d'un plateau sur les courbes traduit une régulation du transfert hydrique.

(VERHOEF, comm. pers.) ; ces valeurs se situent à la limite inférieure de l'éventail des pressions osmotiques rencontrées chez les insectes, de 250 à 700 mosmoles/l selon FLORKIN et JEUNIAUX (1974). Dans la nature, *Orchesella cincta* se rencontre souvent à la surface de la litière, exposée au pouvoir desséchant de l'air ambiant. Pour supporter sans dommage cette situation écologique, l'espèce a surtout augmenté sa résistance cuticulaire à l'évaporation, car la pression osmotique de son hémolymphe ne lui permet pas d'affronter des humidités relatives de l'air inférieures à 99,43%, correspondant dans le sol à un pF de 3,89 (deuxième phase d'évaporation).

1 - Etude de trois types d'adaptation à la vie terrestre selon leur diagramme de transpiration.

Nous avons utilisé la méthode graphique des thermodynamiciens (KNEULE, 1964) pour tracer le diagramme de transpiration des Collemboles dont la biomasse maximale excède rarement une dizaine de milligrammes : en ordonnées le flux d'évaporation corporelle par unité de surface cuticulaire (mm^2) ou de matière sèche (mg), par unité de temps (minute ou heure) ; en abscisses la concentration en eau corporelle (%). L'élimination du facteur temps sur l'axe des abscisses permet sans autre transformation de comparer des individus de taille et de poids différents.

Les conditions expérimentales permettant d'établir le diagramme-type d'une espèce sont drastiques (0 % H.R. et 21°C) pour éviter de mesurer des flux nets de transpiration. En effet lorsque la pression partielle de vapeur d'eau est nulle, les éventuelles reprises d'eau hygroscopique par absorption cuticulaire ne peuvent plus se produire.

Le mode de transpiration diffère chez les espèces de Collemboles selon leur localisation écologique depuis les niveaux édaphiques jusqu'aux milieux épigés. Nous avons reconnu trois types d'adaptation à la vie terrestre, caractérisés par un profil particulier du diagramme de transpiration.

a) type hygrophile (fig.3)

Ce type est illustré par les formes endogées et par une

espèce géante connue actuellement des forêts sciaphiles d'Europe Centrale : *Tetrodontophora bielanensis*. Cette espèce que l'on peut qualifier de fossile vivant est très certainement le plus gros arthropode terrestre à respiration cutanée ; les individus pouvant atteindre une dizaine de millimètres de longueur pour une biomasse d'une douzaine de milligrammes. C'est l'exemple type de l'arthropode qui ne peut s'affranchir des zones humides.

La courbe de transpiration débute par une valeur maximale du flux d'évaporation qui ne cesse de décroître jusqu'à s'annuler après avoir présenté un point d'inflexion vers 39 % de teneur d'eau, soit la valeur de l'hygroscopicité maximale. Le profil de la courbe rappelle celui d'une courbe de séchage d'une matière hygroscopique inerte en deuxième et troisième phases d'évaporation. L'individu qui illustre notre exemple de la figure 3 avait un flux initial de 14.10^{-4} $mg/mm^2/mn$ et a éliminé la totalité de son eau corporelle, soit 7,260 mg, en 7 heures d'expérience à 21°C et 0% H.R. (VANNIER, 1975a).

b) <u>type mésophile</u> (fig.3)

Ce type concerne les espèces vivant au contact de la surface du sol et qui peuvent néanmoins effectuer des raids dans la litière. Alors que la courbe précédente traduisait un simple phénomène de diffusion (perspiration), le type mésophile montre un plateau caractéristique signifiant que le flux d'évaporation corporelle est constant, indépendant de l'abaissement de la teneur en eau des individus (phénomène actif d'une régulation hydrique). L'Entomobryen *Tomocerus minor* vivant dans la litière de nos forêts tempérées est l'exemple type de ce mode de transfert hydrique. Le spécimen que nous avons choisi a fixé la hauteur de son plateau entre 10,98 et $11,53.10^{-4}$ $mg/mm^2/mn$ qu'il maintient pendant une période de 60 minutes alors que sa teneur en eau décroît de 285 à 67 %. Puis la courbe de transpiration accuse un point d'inflexion que traduit un brusque abaissement du flux d'évaporation qui cessera après 5 heures d'expérience à 21°C et 0 % H.R. (VANNIER, 1977a).

c) <u>type xérophile</u> (fig.3)

Le profil caractéristique de la courbe de transpiration débute par un long plateau qui se termine ensuite par une

brusque augmentation du flux d'évaporation corporelle, suivie d'une diminution rapide jusqu'à déshydratation totale de l'individu. La résistance à la sécheresse est si importante qu'il faut calculer les flux d'évaporation sur une base horaire. Le type xérophile est représenté par les espèces qui fréquentent assidûment les milieux secs comme l'Entomobryen des poussières domestiques *Seira domestica* et les espèces qui effectuent de longs séjours hors de la litière, dans la strate herbacée, comme le Sminthuride *Allacma fusca* qui est un Symphypléone trachéate. Cette espèce présente une particularité en début d'expérience qui se manifeste par l'excrétion de 2 ou 3 pelotes fécales par heure ; dans le cas de l'individu dont le diagramme de transpiration est porté sur la figure 3, cette période d'excrétion a duré 16 heures. Il y a similitude de comportement entre les adultes de *Allacma fusca* et le stade larvaire d'un petit Coléoptère Curculionide, *Sitophilus granarius*, qui parasite les grains de céréales et dont l'adaptation aux conditions de vie xérophile est manifeste. En effet, la larve du Coléoptère émet périodiquement des petites boules d'excréments lorsqu'elle est soumise à de sévères conditions d'évaporation et dans ce cas précis, les physiologistes s'accordent à dire que cette excrétion est le résultat de l'utilisation de l'eau métabolique des réserves alimentaires.

Après cette phase d'excrétion, le flux d'évaporation corporelle se réduit et se stabilise autour d'une valeur moyenne de 10.10^{-4} mg/mm^2/h pendant une quarantaine d'heures, alors que la teneur en eau corporelle passe de 370 à 180 %. L'apparition de ce plateau traduit une régulation du flux d'évaporation qui se termine dans tous les cas par une brusque élévation du transfert hydrique qui atteint 28,7 puis $39,7.10^{-4}$ mg/mm^2/h pour s'annuler ensuite après 24 heures d'expérience (VANNIER, 1973b).

2 - Calcul de la résistance cuticulaire à la diffusion de vapeur d'eau.

Les botanistes utilisent depuis longtemps l'analogie entre la loi d'Ohm en électricité et le loi de diffusion de Fick pour calculer la résistance à la diffusion de la vapeur

d'eau dans les stomates des feuilles. En effet, d'une part la différence de potentiel aux bornes d'un générateur est comparable à la différence de concentration ou de pression entre la vapeur saturante et l'air ambiant, et d'autre part l'intensité du courant est assimilable au flux d'évaporation corporelle. Le rapport entre différence de potentiel et intensité permet de mesurer une nouvelle grandeur que l'on appelle résistance parce qu'elle s'oppose au passage du courant. De même le rapport entre déficit de saturation (d.s.) et flux d'évaporation corporelle (g) détermine une autre forme de résistance qui freine le phénomène de diffusion : $R = \frac{d.s.}{g}$, avec d.s. en mm Hg, g en $mg/mm^2/mn$. L'inverse $\frac{1}{R}$ de la résistance cuticulaire n'est autre que l'expression de la perméabilité utilisée par BEAMENT (1958) et NOBLE-NESBITT (1963).

Nous avons effectué quelques calculs de résistance cuticulaire chez les Collemboles (VANNIER, 1974) :

pour l'espèce hygrophile *Tetrodontophora bielanensis:*
$R = 133,21.10^2$ $mmHg\ mg^{-1}\ mm^{-2}\ mn^{-1}$
pour l'espèce mésophile *Tomocerus minor* :
$R = 169,55.10^2$ $mmHg\ mg^{-1}\ mm^{-2}\ mn^{-1}$
pour l'espèce xérophile *Allacma fusca :*
$R = 12640.10^2$ $mmHg\ mg^{-1}\ mm^{-2}\ mn^{-1}$

il est remarquable de noter que l'Entomobryen des poussières domestiques *Seira domestica* qui ne porte pas de trachée oppose la plus forte résistance cuticulaire à l'évaporation :
$R = 17417.10^2$ $mmHg\ mg^{-1}\ mm^{-2}\ mn^{-1}$

Rappelons que les paramètres R et $\frac{1}{R}$ ont une valeur comparative plus intéressante que le flux d'évaporation, puisqu'ils intègrent des facteurs écologiques majeurs comme l'hygrométrie et la température de l'air ambiant.

IV - EVOLUTION DE LA RESISTANCE A LA DESSICCATION AU COURS DU DEVELOPPEMENT.

Comme nous venons de le voir précédemment, le profil des diagrammes de transpiration est indicatif de la position de l'espèce dans un écosystème terrestre. La résistance à la

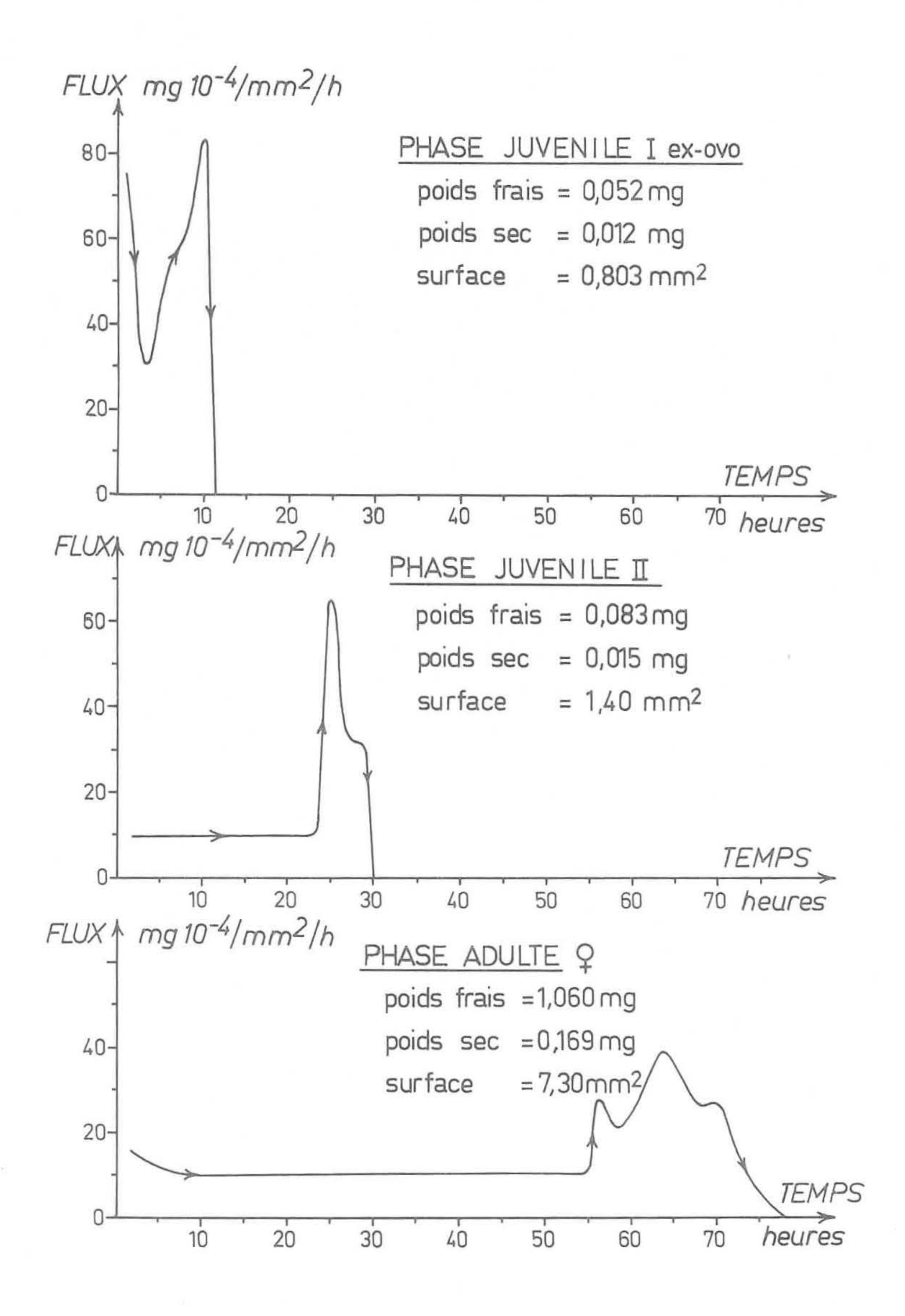


Figure 4. - Evolution de la résistance à la dessiccation au cours du développement chez le Collembole Symphypléone *Allacma fusca* (conditions expérimentales : 21 °C - 0 % H. R.). Noter l'absence de plateau (régulation hydrique) sur la courbe du plus jeune individu (d'après BETSCH et VANNIER, 1977).

dessiccation du Collembole *Allacma fusca* est si élevée que les représentants de l'espèce peuvent se maintenir hors de la litière pendant de très longues périodes et pourraient même fréquenter, sans risque, les milieux découverts comme la prairie. Or, il est surprenant de constater que cette espèce ne se rencontre que sous le couvert de nos forêts tempérées. Pour expliquer cette dépendance stricte vis-à-vis des milieux sciaphiles, nous avons entrepris de pénétrer à l'intérieur de la sturcture de la population et d'établir le diagramme de transpiration des stades juvéniles et adultes de l'espèce *Allacma fusca* (BETSCH et VANNIER, 1977).

Le cycle vital de ce Collembole Symphypléone comprend un petit nombre d'intermues comparé à celui de certains Arthropléones : 5 stades immatures, 1 stade pour le mâle et 5 stades pour la femelle. Mais le stade ex-ovo (appelé aussi phase juvénile I) se distingue des autres stades immatures (ou phase juvénile II) par une structure épicuticulaire à grains primaires, par une organisation chétotaxique simplifiée et par un système trachéen rudimentaire. Les jeunes "larves" fraichement écloses sont de petite taille (0,85 mm pour une biomasse de 0,050 mg) et demeurent le plus souvent au contact du sol,dissimulées sous la litière ou les fragments de feuilles mortes etc ... Elles ne partagent pas le même biotope que leurs congénères du stade suivant, de taille sensiblement égale (1,05 mm pour une biomasse de 0,100 mg) qui se trouvent le plus souvent au sommet de la litière et même dans la strate herbacée en compagnie d'adultes.

Ce sont les diagrammes de transpiration (0 % H.R. et 21°C) des phases juvéniles I et II et des adultes qui vont nous permettre d'avancer une explication sur la permanence de cette espèce résistante sous le couvert forestier (Fig. 4).

Chez un individu ex-ovo de la phase juvénile I, le flux d'évaporation corporelle est de $74,72.10^{-4}$ mg/mm^{2}/h dès la première heure d'expérience, il décroît ensuite pour atteindre la valeur de $31,13.10^{-4}$ mg/mm^{2}/h, entre la 2e et la 3e heure, puis s'accroît en passant par un maximum égal à $87,17.10^{-4}$ mg/mm^{2}/h entre la 8e et 9e heure. Pour situer la performance de cet animal sortant de l'oeuf, rappelons qu'une femelle adulte du Poduromorphe *Tetrodontophora bielanensis* d'un poids frais

de 10,3 mg, soit 200 fois plus lourde que ce jeune *Allacma fusca*, élimine la totalité de ses réserves hydriques, soit 7,745 mg d'eau, dans le même laps de temps et dans les mêmes conditions d'évaporation (VANNIER, 1975a).

Le diagramme de transpiration de la phase juvénile II en deuxième intermue se distingue du précédent par l'apparition d'un plateau caractéristique du phénomène de régulation chez les formes xérophiles. Le flux d'évaporation corporelle augmente légèrement pendant les six premières heures, puis se stabilise pendant 17 heures à un niveau minimal de $11{,}9.10^{-4}$ $mg/mm^2/h$. Ensuite, il augmente subitement jusqu'à la valeur maximale de $64{,}2.10^{-4}$ $mg/mm^2/h$ et décroît pour s'annuler 6 heures plus tard. L'expérience de séchage a duré 29 à 30 heures.

Le diagramme de transpiration de l'adulte est celui que nous avons décrit au chapitre précédent (III) et qui caractérise le type xérophile. L'expérience jusqu'à déshydratation totale a duré 79 heures.

Il apparaît clairement que la phase juvénile I est la moins adaptée à supporter les conditions de vie aérienne à tendance xérophile, puisqu'elle est incapable d'abaisser son taux de transpiration à une valeur minimale constante qui lui permettrait d'économiser ses réserves hydriques sur plus d'un nycthémère. Comme les Collemboles sont des insectes qui se déplacent peu au cours de leur existence, il est probable que la fragilité du premier stade vis-à-vis de la sécheresse, impose à l'espèce de se maintenir en permanence dans les milieux forestiers où il existe toujours des refuges humides sous la litière quel que soit le degré hygrométrique de l'air ambiant.

V - LA MUE, PERIODE CRITIQUE CHEZ LES PREMIERS ARTHROPODES TERRESTRES.

Chez les insectes supérieurs, la mue larvaire n'entraîne pas une perte hydrique conséquente (WIGGLESWORTH, 1965, EDNEY, 1977). C'est également le cas chez d'autres arthropodes terrestres comme certains Isopodes et de nombreux Arachnides. Selon BUXTON (1931), la rétention hydrique est si efficace chez le Ver de farine qu'il n'est pas possible de noter une

différence mesurable dans les taux de transpiration au moment du rejet de l'exuvie. Nous avons fait la même constatation en observant l'exuvation des stades larvaires de *Raphidia notata* (Insecte, Névroptère).

En revanche, du point de vue hydrique la mue est un évènement dramatique chez les Collemboles. Chez *Seira domestica*, Collembole pulvicole, le déchirement de l'enveloppe cuticulaire intervient brusquement sans qu'il soit possible de le prévoir même en suivant l'évolution du flux d'évaporation corporelle minute par minute. L'individu que nous avons testé était de petite taille pour un poids frais de 0,450 mg (VANNIER, 1973c). Au moment précis de l'exuviation, le flux d'évaporation est instantanément passé de $0,189.10^{-4}$ mg/mm^2/mn à $12,466.10^{-4}$ mg/mm^2/mn et a atteint la valeur maximale de $18,182.10^{-4}$ mg/mm^2/mn une minute plus tard. Le tannage de la nouvelle cuticule intervient rapidement puisque le flux d'évaporation tombe de minute en minute de 9,066, à $1,586.10^{-4}$ mg/mm^2/ mn. Moins d'une dizaine de minutes plus tard, le flux d'évaporation corporelle atteint la valeur de $0,680.10^{-4}$ mg/mm^2/mn, et on peut considérer que toutes les traces de l'exuvation sont effacées après moins de trois heures, malgré les sévères conditions de dessiccation imposées à l'animal (0 % H.R. et 20,5°C).

Les espèces de Collemboles à trachées empruntent également cette "voie humide" pour muer, comme c'est le cas du Collembole Symphypléone *Allacma fusca* que nous avons étudié au cours de son exuviation (in BETSCH, 1978).

Les Collemboles muent plusieurs fois au cours de leur cycle vital (jusqu'à une cinquantaine de fois chez certains Entomobryens) et on peut considérer que l'amétabolie constitue un lourd handicap pour ces insectes primitifs qui ont été freinés dans la conquête de niches écologiques très spécialisées. On trouvera dans BARRA (1977) les différentes transformations ultrastructurales qui affectent la cuticule des Collemboles Entomobryens au cours du cycle de mue.

VI - ROLE DE LA CUTICULE ET DE L'HEMOLYMPHE DANS LA TRANSPIRATION.

1 - Efficacité de la couche "cireuse" épicuticulaire.

La cuticule des arthropodes ne se comporte pas comme une membrane homogène simple avec un coefficient de perméabilité constant. En outre, il n'y a guère de relation entre la perméabilité et l'épaisseur ou la rigidité de la cuticule ; ainsi les larves kératophages de Lépidoptères des genres *Tineola* avec leur tégument mou offrent une plus grande résistance à la sécheresse que certaines autres formes carapaçonnées d'insectes (MELLANBY, 1934). De nombreux auteurs, cités par EDNEY (1977), ont remarqué le rôle efficace de l'épicuticule et de son revêtement superficiel comme un frein au transfert hydrique corporel chez les arthropodes terrestres. LEES (1946, 1947) a mesuré l'augmentation du taux d'évaporation chez les Acariens ectoparasites après avoir attaqué la couche cireuse externe par des abrasifs ou des solvants organiques. Cette cire peut être isolée par des détergents et être ensuite répandue à la surface d'une membrane qui devient aussitôt imperméable à l'eau (BEAMENT, 1945). L'existence de cette couche protectrice a été révélée chez l'animal vivant en déterminant un point critique de température pour lequel on constate un accroissement brutal de la perte en eau corporelle. MADGE (1964) a montré que les températures critiques sont en relation avec le point de fusion de la cire sécrétée par chaque espèce et lui ont permis de classer les Acariens Oribates selon leurs exigences écologiques : plus les écarts thermiques et hygrométriques sont importants dans le biotope, plus le point de fusion est élevé. Pour des espèces xérophiles le point de fusion varie entre 50 et 60°C, pour une espèce mésophile il est de 45°C et pour des espèces méso-hygrophiles il est situé entre 30 et 35°C. La couche de cire peut manquer chez certaines espèces strictement hygrophiles pour lesquelles il n'a pas été possible de montrer un point critique de température.

On trouvera dans EDNEY (1977) une revue des mécanismes cuticulaires possibles qui entrent en jeu pour réduire le transfert hydrique corporel vers l'atmosphère, auxquels il conviendrait d'ajouter la structure trilamellaire de l'épicuticule avec la présence d'une couche hydrophobe que les

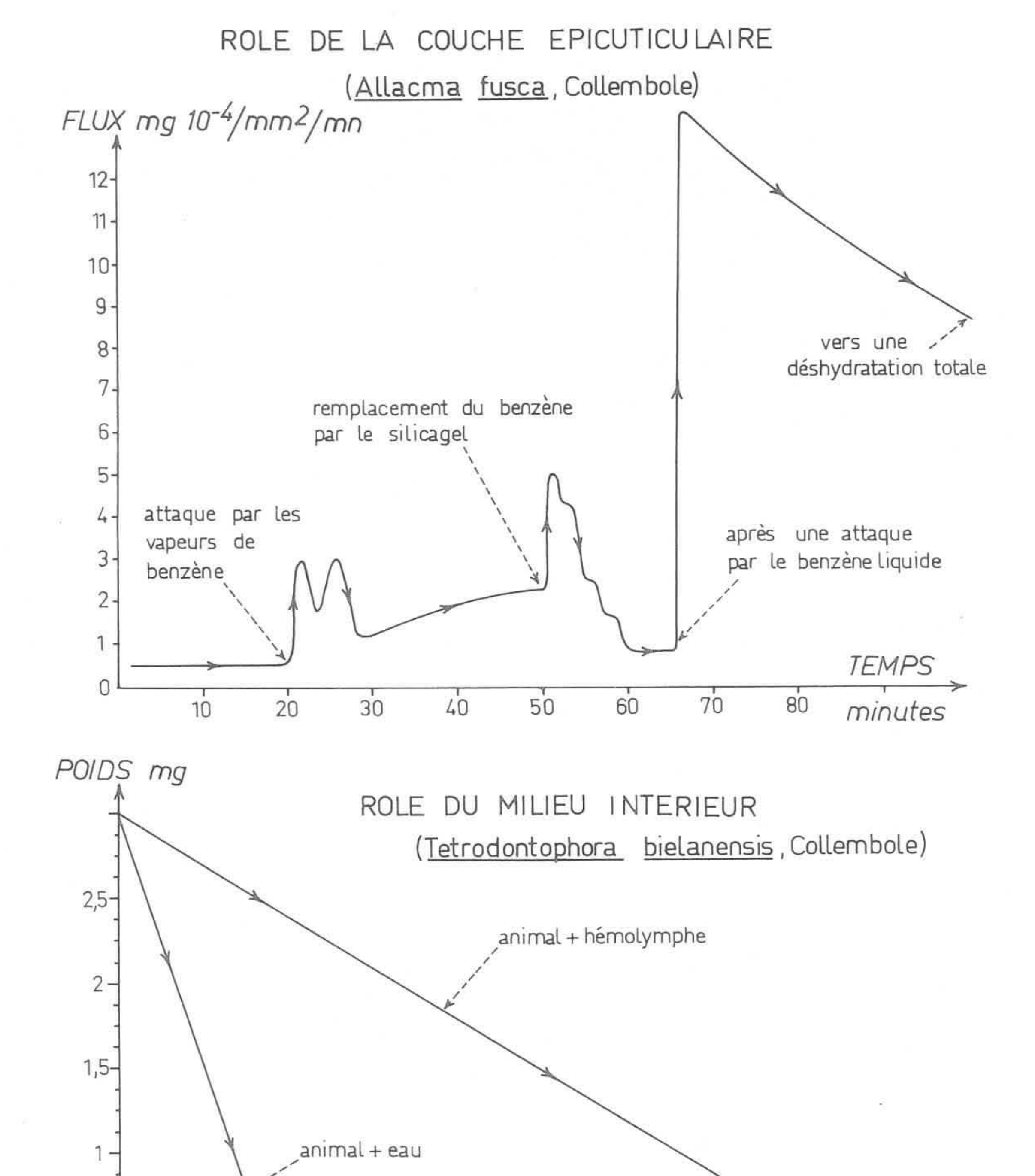


Figure 5. - Mise en évidence du rôle de la couche "cireuse" épicuticulaire et de l'hémolymphe dans la résistance à la dessiccation chez les Insectes Collemboles (d'après BETSCH et VANNIER, 1977 ; VANNIER, 1975).

techniques de cryofracture en microscopie électronique ont mise en évidence (Ch. NOIROT, Journée d'actualités sur les parois biologiques, Paris, 16 mars 1978).

Chez les Collemboles, on se rend immédiatement compte de l'efficacité de la couche épicuticulaire cireuse lorsqu'on expose un animal aux vapeurs de benzène pendant quelques minutes (BETSCH et VANNIER, 1977). En prenant comme exemple un individu de *Allacma fusca*, Symphypléone xérophile, de 1,062 mg (Fig. 5), le flux d'évaporation corporelle passe instantanément de 0,5 à $2{,}9.10^{-4}$ mg/mm^2/mn, décroît et revient à la même valeur maximale, puis retombe avant de suivre une progression lente pendant une vingtaine de minutes jusqu'à $2{,}2.10^{-4}$ mg/mm^2/mn. A cet instant, l'animal est replacé dans une atmosphère desséchée et débarassée des vapeurs de benzène, il accuse aussitôt un nouvel accroissement de son taux de transpiration ($5{,}1.10^{-4}$ mg/mm^2/mn), suivi d'une rapide diminution jusqu'à atteindre un régime normal de son transfert hydrique, inférieur à 1.10^{-4} mg/mm^2/mn. On peut admettre que le Collembole qui est toujours vivant a reconstitué la totalité de son revêtement protecteur.

Plongé dans un bain de benzène liquide pendant quelques secondes, le flux d'évaporation corporelle atteint alors la valeur maximale de $14{,}68.10^{-4}$ mg/mm^2/mn, puis décroît progressivement sans se stabiliser comme précédemment, car l'animal a succombé au traitement. Cette valeur maximale du flux d'évaporation corporelle, obtenue chez ce Collembole xérophile après passage dans un bain de benzène, rejoint les valeurs du flux mesuré chez les espèces hygrophiles, et démontre ainsi le rôle efficace de la couche cireuse superficielle comme un frein à la diffusion de vapeur d'eau à travers la cuticule.

2 - Rôle de l'hémolymphe dans la résistance à la dessiccation.

Dans son ouvrage de 1977, EDNEY consacre un chapitre important à l'excrétion et à l'osmorégulation chez les arthropodes terrestres. Au cours d'une période de déshydratation, certains arthropodes comme les Isopodes terrestres (*Oniscus*)

ne peuvent contrôler la pression osmotique de leur hémolymphe, alors que les blattes domestiques (*Periplaneta*) et celles des déserts (*Arenivaga*) maintiennent leur pression osmotique constante malgré une perte de poids de l'ordre de 30 %. Cette régulation serait assurée grâce à l'intervention des tubes de Malpighi et du rectum qui agiraient sur le volume et la concentration ionique de l'hémolymphe. Au cours de la dessiccation, il est probable que certains ions pourraient soit être stockés dans le corps gras soit être excrétés par les glandes salivaires et autres organes à fonction épuratrice.

Chez les insectes aptérygotes, les Collemboles ne possèdent pas de tubes de Malpighi mais le tube ventral et ses vésicules exsertiles jouent ce rôle de régulation hydrique et ionique (NOBLE-NESBITT, 1963). Chez l'Entomobryen *Tomocerus minor*, les individus soumis à un jeûne total pendant 3 jours conservent le même volume hydrique dans leur milieu intérieur alors que la masse totale de leur tissu régresse notablement (VANNIER et VERHOEF, 1978).

En l'absence de mesures de pression osmotique chez les Collemboles, le rôle de l'hémolymphe dans le processus transpiratoire peut être approché en effectuant une dilution du milieu intérieur (VANNIER, 1975a). L'expérience consiste à enregistrer les pertes hydriques par évaporation à partir d'un animal vivant, puis à répéter la même opération sur l'animal préalablement réhydraté.

L'animal choisi est le Poduromorphe *Tetrodontophora bielanensis*, espèce hygrophile, d'un poids frais de 2,932 mg. Les variations de poids en fonction du temps sont représentées sur la figure 5 (animal + hémolymphe) ; au cours des dix premières minutes, la vitesse d'évaporation est en moyenne de 176.10^{-4} mg/mn et le flux d'évaporation corporelle de $9,12.10^{-4}$ $mg/mm^2/mn$.

Aprèsavoir été réhydraté dans un bain d'eau distillée, le corps de l'animal est revenu à un poids proche de celui à l'état vivant (3,100 mg). La courbe (animal + eau) possède une pente plus rapide ainsi qu'en témoignent les nouvelles valeurs de la vitesse d'évaporation (1480.10^{-4} mg/mn) et du flux d'évaporation corporelle ($76,74.10^{-4}$ $mg/mm^2/mn$). Si on admet que la perméabilité de la cuticule s'est peu modifiée

depuis le test précédent, il est logique de conclure que la dilution du milieu intérieur, soit donc l'abaissement de la pression osmotique, est responsable de l'augmentation du transfert hydrique chez cette espèce hygrophile.

De manière générale, on peut déclarer que la pression osmotique a joué un rôle primordial dans les mécanismes de l'économie hydrique qui ont été mis en place au cours de la période aquatique des êtres vivants, puis avant l'apparition des systèmes de régulation, ionique et hydrique, la cuticule a joué un rôle efficace principalement dans les échanges atmosphériques pour protéger ou renforcer le pouvoir de rétention hydrique du milieu intérieur. Cette opinion est partagée par CLOUDSLEY-THOMPSON (1956) pour qui la couche de cire épicuticulaire n'est pas un caractère primitif chez les Arthropodes mais une acquisition apparue plus tard au cours de la conquête des milieux terrestres.

IV - REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

Les références bibliographiques citées dans le texte et qui ne sont pas sur cette liste se trouvent dans :

EDNEY (E.B.), 1977. - Water balance in land Arthropods. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, Zoophysiology, Ecology 9, 282 pages.

ANDREWARTHA (H.G.), 1964. - Sir William Macleay memorial lecture, 1964. How animals can live in dry places. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, vol. IXXXIX, 2, 287-294.

BARRA (J.A.), 1977. - La mue chez les Collemboles Entomobryens (Apterygota) : ultrastructure et particularités. Int. J. Insect Morphol. Embryol., 6, 3/4, 201-219.

BETSCH (J;-M.) et VANNIER (G.), 1977. - Caractérisation des deux phases juvéniles d'Allacma fusca (Collembola, Symphypleona) par leur morphologie et leur écophysiologie. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., 15, 124-141.

BETSCH (J.-M.), 1978. - Eléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes). Thèse de doctorat d'Etat, Muséum National, Université Paris VI, 420 pages.

COLLIS-GEORGE (N.), 1959. - The physical environment of soil animals. Ecology, 40, 4, 550-557.

EVANS (A.C.), 1943. - Value of the pF scale of soil moisture for expressing the soil moisture relations of wireworms. Nature, 3844, 21-22.

GHILAROV (M.S.), 1958. - Adaptations of Insects to soil dwelling. Proc. XV th Intern. Congr. Zool., 354-357.

KNEULE (F.), 1964. - Le séchage. Editions Eyrolles, Paris, 460 pages.

MADGE (D.S.), 1964. - The water-relations of Belba geniculosa Oudms and other species of Oribatid mites. Acarologia, 6, 1, 199-223.

MAELZER (D.A.), 1956. - Value of the pF scale for water in an ecological study of an Insect living soil. Nature, 178, 874.

MALDAGUE (M.E.), 1970. - Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. I.N.E.A.C., série scientifique n° 112, 245 pages.

MASSOUD (Z.), 1967. - Contribution à l'étude de Rhyniella praecursor Hirst et Maulik 1926, Collembole fossile du Dévonien. Rev. Ecol. Biol. Sol, 4, 497-505.

MAY (R.M.), 1948. - La vie des Tardigrades. Gallimard, Paris, 163 pages.

MORRIS (J.E.) and AFZELIUS (B.A.), 1967. - The structure of the shell and outer membranes in encysted Artemia salina embryos during cryptobiosis and development. J. Ultrastruct. Res., 20, 244-259.

OVERGAARD-NIELSEN (C.), 1959. - Soil fauna and the moisture regime of its environment. XVth Intern. Congr. Zool. London, 349-351.

POINSOT (N.), 1968. - Cas d'anhydrobiose chez le Collembole Subisotoma variabilis Gisin. Rev. Ecol. Biol. Sol, 5, 585-586.

POINSOT (N.), 1974. - Comportement de certains Collemboles dans les biotopes xériques méditerranéens : un nouveau cas d'anhydrobiose. C. R. Acad. Sc., Paris, 278, 2213-2214.

SELMAN (B.J.), 1961. - Tolerance to drying in the haemocytes of Sialis. J. Ins. Physiol., 6, 81-83.

STUDER (R.), 1961. - Méthode de détermination des réserves hydriques du sol. Ann. agron., 12, 6, 599-608.

VANNIER (G.), 1970. - Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Editions du C.N.R.S., vol. RCP40-PBI, 22-258.

VANNIER (G.), 1973a. - Originalité des conditions de vie dans le sol due à la présence de l'eau : importance thermodynamique et biologique de la porosphère. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 103, 1, 157-167.

VANNIER (G.), 1973b. - Régulation du flux d'évaporation corporelle chez un Insecte Collembole vivant dans une atmosphère totalement desséchée. C. R. Acad. Sc. Paris, 277, 85-88.

VANNIER (G.), 1973c. - Etude de la transpiration chez un insecte Collembole au cours de son exuviation. C. R. Acad. Sc. Paris, 277, 2231-2234.

VANNIER (G.), 1975a. - Etude de la rétention hydrique chez l'insecte Collembole Tetrodontophora bielanensis. Pedobiologia, 15, 68-80.

VANNIER (G.), 1975b. - Les trois cas de figure de la relation teneur en eau corporelle - poids sec mis en évidence chez un Insecte Collembole au cours du cycle annuel. C. R. Acad. Sc. Paris, 280, 117-120.

VANNIER (G.), 1976. - Principaux modes d'étude de la balance hydrique chez les Acariens. Acarologia, 18, 3-19.

VANNIER (G.), 1977a. - Relations hydriques chez deux espèces de Tomoceridae (Insectes Collemboles) peuplant des niveaux écologiques différents. Bull. Soc. Zool. Fr., 102, 1, 63-79.

VANNIER (G.), 1977b. - New proposal for calculating the average bodily water contents independent of the number of individuals in a soil insect population sampled weekly throughout a year. Rev. Ecol. Biol. Sol, 14, 321-324.

VANNIER (G.) and VERHOEF (H.A.), 1978. - Effect of starvation on transpiration and water content in the populations of two co-existing Collembola species. Comp. Biochem. Physiol. (à paraître).

WHARTON (G.W.) and RICHARDS (A.G.), 1978. - Water exchange kinetics in Insects and Acarines. Ann. Rev. Entomol., 23, 309-328.
